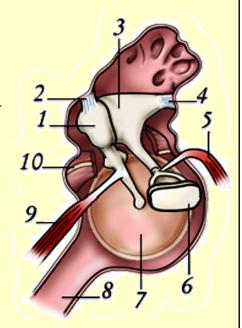


Gli ossicini dell'orecchio medio hanno un duplice scopo:

innanzitutto funzionano da adattatori di impedenza, per consentire il passaggio delle onde sonore dall'ambiente gassoso (orecchio esterno e medio) a quello liquido (orecchio interno);

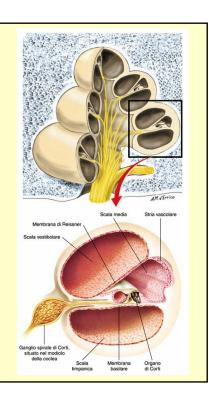
in secondo luogo, grazie ai particolari bracci di leva con cui lavorano, consentono una amplificazione del segnale di circa 20 dB.



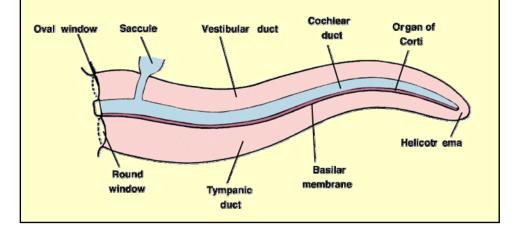
Le onde sonore, trasmesse attraverso la **finestra ovale**, mettono in oscillazione il contenuto liquido della coclea.

Questa struttura è costituita da un condotto che, come indica il nome, è avvolto su se stesso, ed è suddiviso per tutta la sua lunghezza in tre compartimenti:

- il dotto (o scala) vestibolare
- il dotto (o scala) cocleare
- il dotto (o scala) timpanica



Benché il dotto vestibolare e quello timpanico siano in comunicazione all'estremità della coclea (elicotrema), dalla finestra ovale le onde elastiche giungono alla finestra rotonda attraversando il dotto cocleare. Nel far questo mettono in oscillazione la membrana di Reissner e soprattutto la membrana basilare.

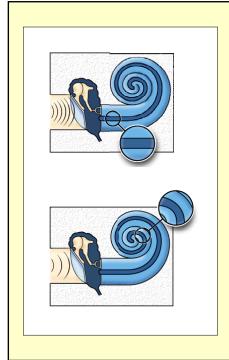


Variazioni morfologiche

Le caratteristiche meccaniche della membrana basilare variano (in modo continuo) dalla base all'apice della coclea: alla base la membrana è più corta e più rigida, mentre all'apice è più lunga e più lassa.

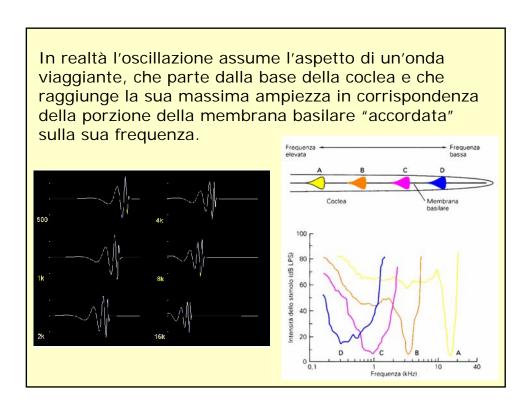


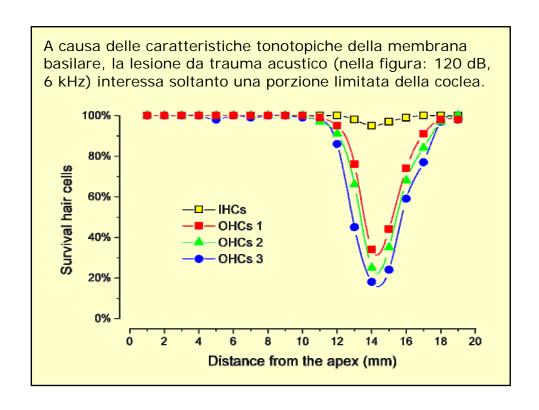
Anche la morfologia delle cellule ciliate esterne (vide infra) varia in funzione della distanza dalla base della coclea.

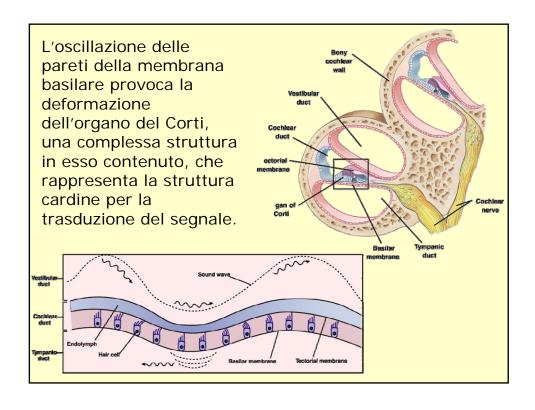


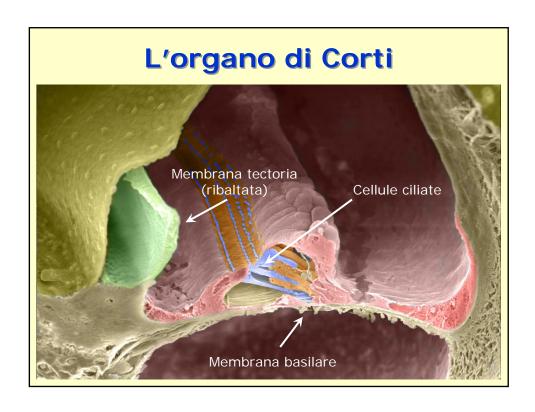
A causa delle caratteristiche meccaniche della membrana basilare, l'oscillazione è più marcata in prossimità delle finestre (giro basale) se il suono è acuto, mentre è più marcata in prossimità dell'elicotrema (giro apicale) se il suono è grave.

L'onda elastica tende ad attraversare il dotto cocleare in corrispondenza della porzione della membrana basilare "accordata" sulla sua frequenza.



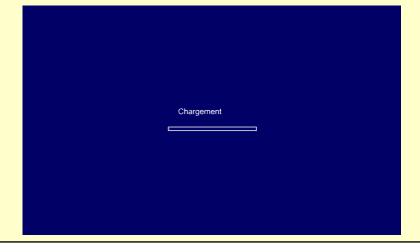


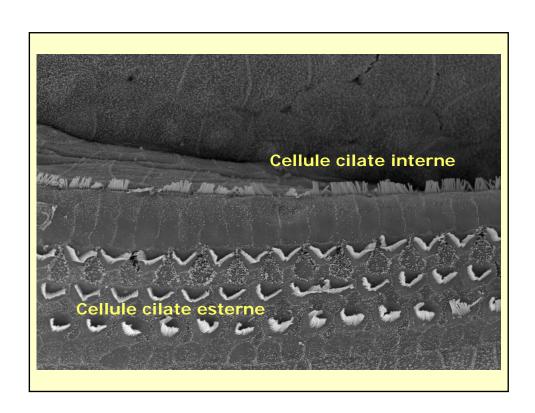




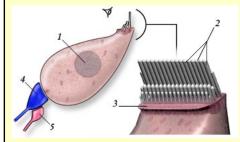
La particolare struttura meccanica dell'organo del Corti fa si che, quando oscillano le pareti del dotto cocleare, ed in particolare la membrana basilare, si abbia una deformazione dell'intera struttura.

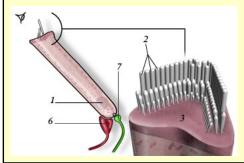
Questa deformazione, a sua volta, provoca la flessione delle ciglia delle cellule recettoriali (cellule ciliate) e conseguentemente la loro attivazione.





Le cellule ciliate



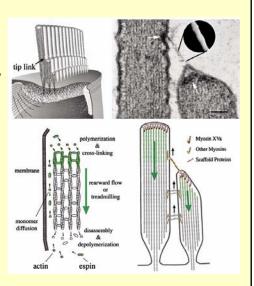


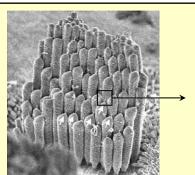
Esistono due tipi di cellule ciliate: le ciliate interne (IHC), disposte in un'unica fila, e le ciliate esterne (OHC), disposte in tre file parallele.

Sia la morfologia che il tipo di innervazione delle due popolazioni sono differenti, il che lascia supporre una differenza nel ruolo che esse giocano nel processo di trasduzione.

Trasduzione del segnale

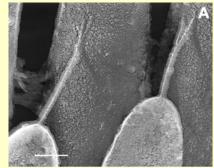
Sia nelle IHC che nelle OHC la depolarizzazione avviene per la deflessione delle stereociglia ricche di proteine del citoscheletro, tra cui la fimbrina, espina e l'actina che gioca un ruolo essenziale nel mantenere la rigidità delle ciglia. La spectrina, localizzata sul piano cuticolare, ha capacità elastiche e facilita la giunzione della parete laterale delle HC e le cellule di supporto. Infine, le miosine, localizzate a livello delle sterociglia e del piano cuticolare, sono responsabili delle capacità di deflessione ciliare.

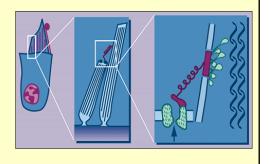


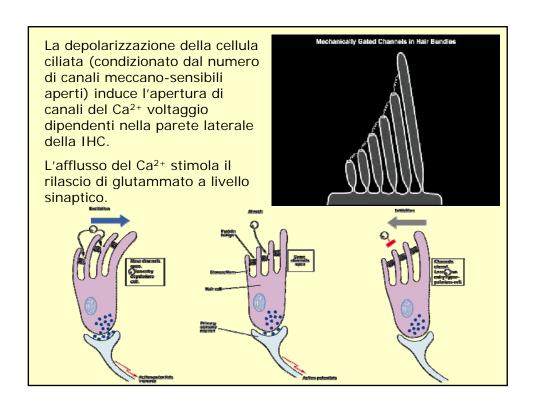


La trasduzione meccano elettrica inizia con l'apertura di canali meccano-sensibili.

La deflessione delle stereociglia stira i tip-links, che a loro volta aumentano il grado di apertura dei canali cationici e l'ingresso di ioni K⁺.



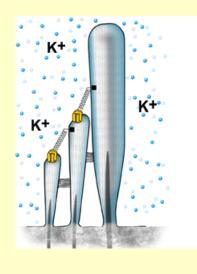




Sensibilità e adattamento

Il meccanismo di trasduzione è estremamente sensibile, potendo rispondere a deflessioni delle ciglia di pochi angstroms.

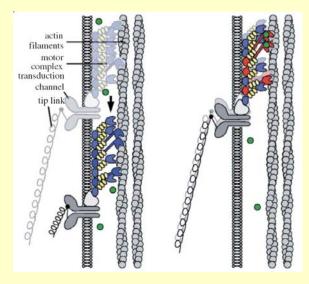
D'altra parte, un movimento di circa 100 nm (equivalente a circa 1°) satura completamente la capacità di risposta di una cellula; per questo motivo si rende necessario un sistema di adattamento.

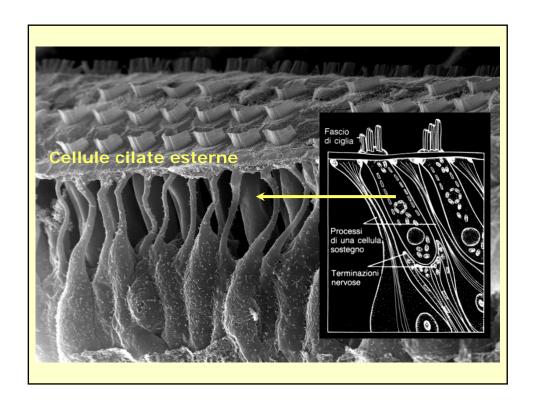


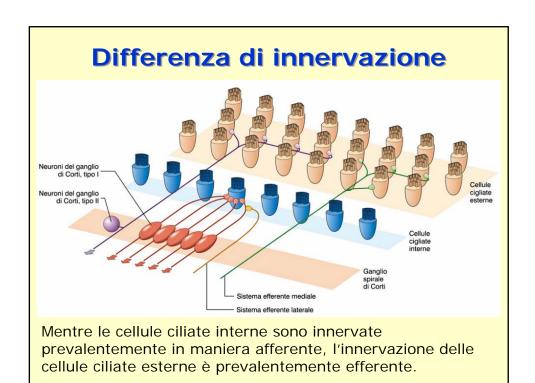
Meccanismi dell'adattamento

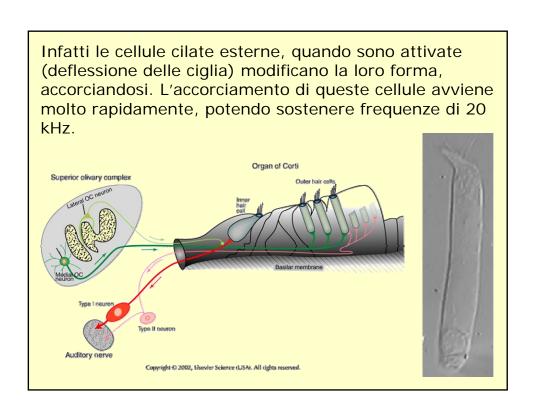
L'adattamento è legato all'ingresso dello ione Ca²⁺, che attiva la Miosina 1c, responsabile della slow adaptation, con una TC di circa 20 ms.

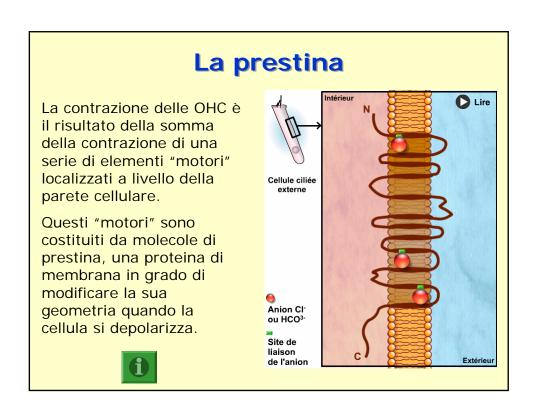
Esiste anche una fast adaptation, con una TC di pochi ms, che potrebbe essere legata ad una inattivazione diretta del canale da parte del Ca²⁺.

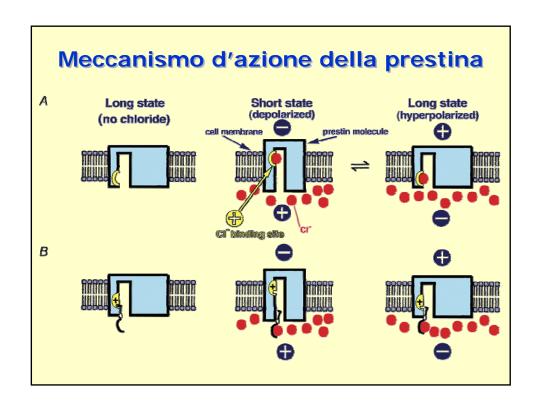




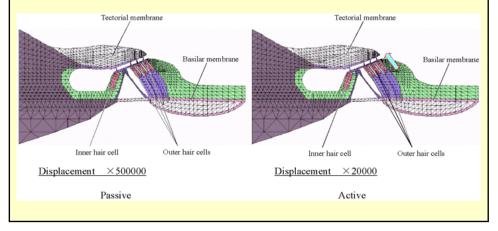




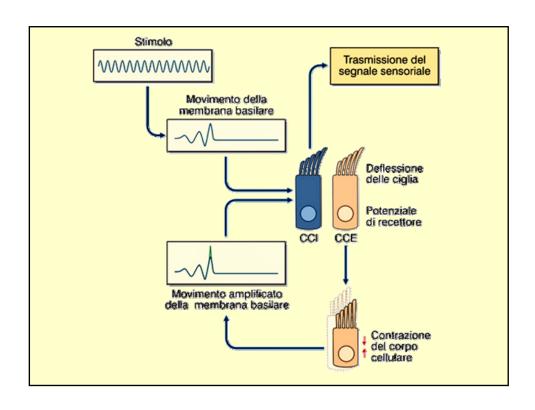




La deformazione delle cellule ciliate esterne modifica, amplificandolo, il movimento della membrana tectoria, il che si traduce in un aumento dell'attivazione delle cellule ciliate interne (vedi l'animazione), che rappresentano i veri recettori. Grazie a questo meccanismo, detto **amplificatore cocleare**, il suono viene amplificato di circa 100 volte, ossia di circa 40 dB.

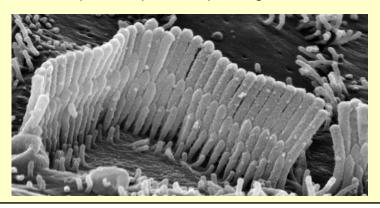


Click stimulante L'attività meccanica delle cellule ciliate esterne produce, tra l'altro, delle oscillazioni che si propagano in maniera retrograda fino a raggiungere il timpano. Quando il timpano entra in oscillazione vengono prodotte le cosiddette "otoemissioni", che negli ultimi anni sono state ampiamente utilizzate come metodo di screening. 10 20 Tempo (ms)



Oltre all'elettromotricità, le OHC isolate presentano altre caratteristiche contrattili: in particolare la contrazione lenta calciodipendente che modula l'elettromotricità controllata del sistema efferente mediale.

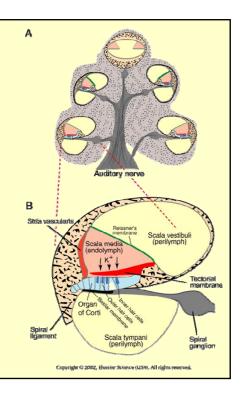
L'accoppiamento tra le OHC e le Cellule di Deiter's costituisce un meccanismo di "dumping" della contrazione e di filtro delle frequenze specifiche. Questo ha un gradiente di crescita dalla base all'apice della coclea: predominante per le frequenze acute e medie e meno importante per le frequenze gravi.

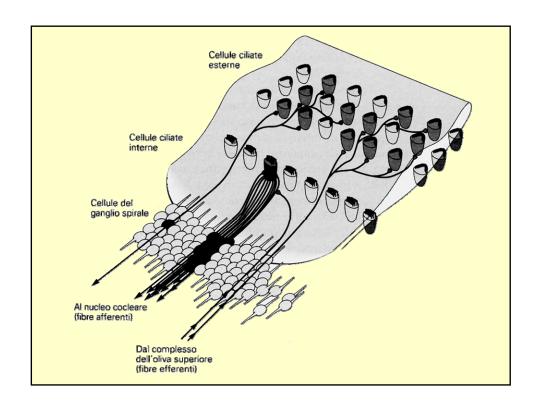


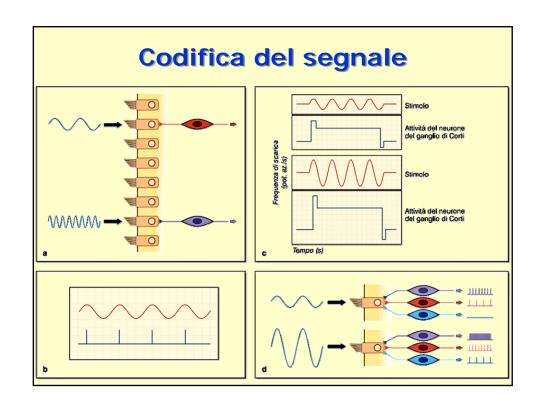
I neuroni sensitivi connessi alle cellule recettoriali hanno il pirenoforo nel ganglio spirale che, come indica il nome, si adatta alla morfologia della coclea.

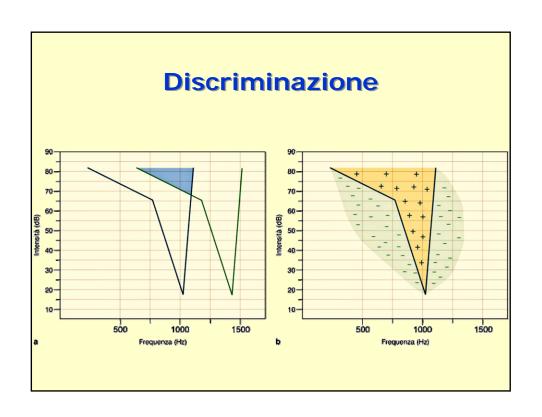
Gli assoni di queste cellule formano il nervo acustico.

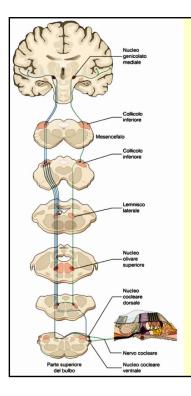
Dato che ogni sezione della coclea è particolarmente sensibile ad una determinata frequenza, tanto nel ganglio spirale che nel nervo acustico le fibre sono ordinate proprio in base alla frequenza cui rispondono (tonotopia).











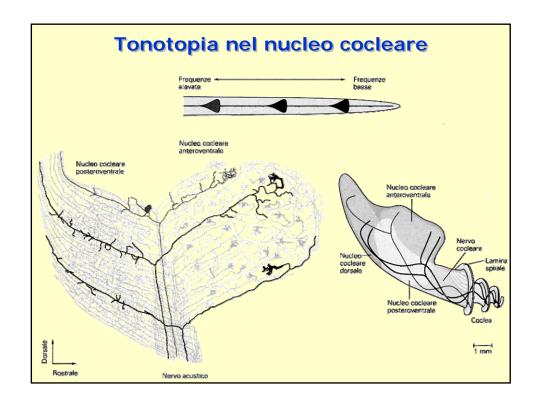
Le fibre del ganglio spirale entrano nel bulbo e raggiungono i nuclei cocleari dorsale e ventrale, nonché il nucleo olivare superiore.

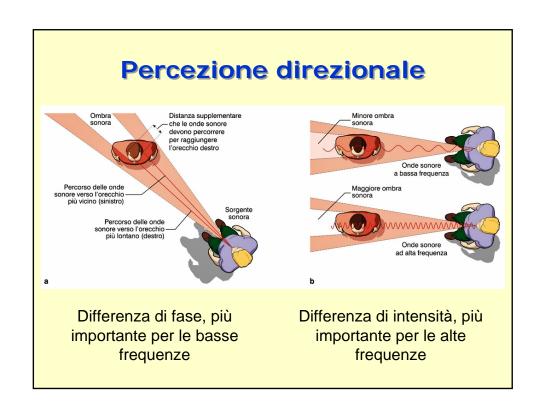
La stazione successiva è rappresentata dal nucleo del lemnisco laterale, dopo la decussazione a livello delle strie acustiche.

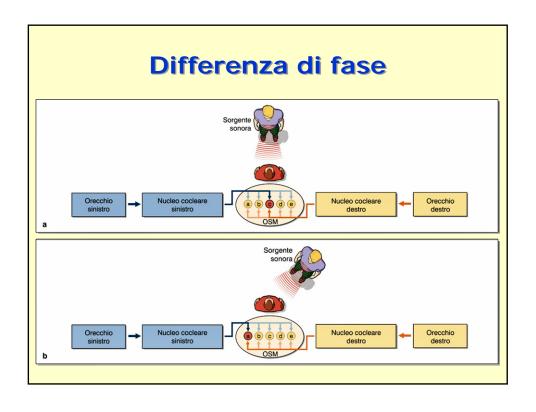
Di qui il segnale raggiunge il collicolo inferiore per arrivare successivamente al talamo (corpo genicolato mediale).

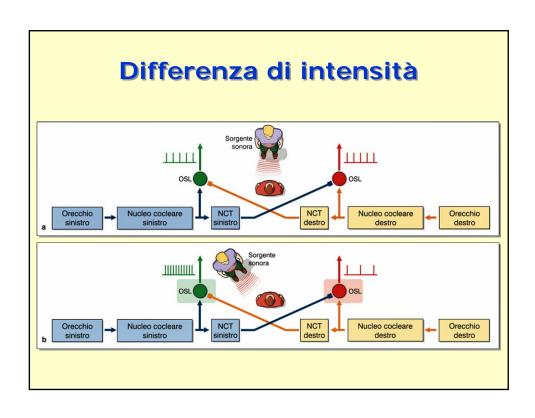
Dal talamo, infine, attraverso le radiazioni acustiche, la via giunge alla corteccia uditiva primaria, ed eventualmente alle contigue aree uditive secondarie.

Da notare che lungo tutte le vie acustiche la disposizione tonotopica viene mantenuta.









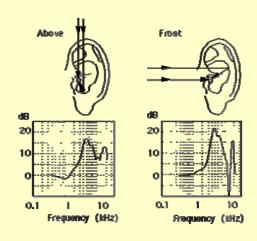
Ruolo del padiglione



Il padiglione auricolare ci aiuta a capire se un suono viene da davanti o da dietro.

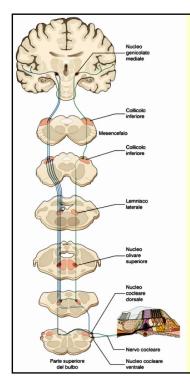
Inoltre sembra che la complessità della sua forma sia alla base della nostra capacità di localizzare un suono nel piano verticale, che sfrutterebbe la configurazione di riflessioni e le rifrazioni (HRTF) caratteristica di ogni elevazione.

Localizzazione verticale



Ogni HRTF indentifica un particolare punto dello spazio [elevazione].

L'elevazione potrebbe essere appresa nel corso della vita [con rinforzi dai feedback visivi].



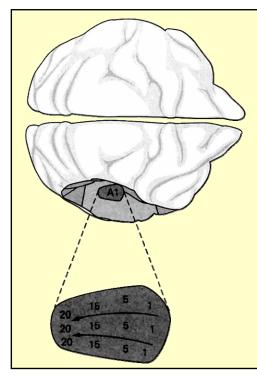
Le fibre del ganglio spirale entrano nel bulbo e raggiungono i nuclei cocleari dorsale e ventrale, nonché il nucleo olivare superiore.

La stazione successiva è rappresentata dal nucleo del lemnisco laterale, dopo la decussazione a livello delle strie acustiche.

Di qui il segnale raggiunge il collicolo inferiore per arrivare successivamente al talamo (corpo genicolato mediale).

Dal talamo, infine, attraverso le radiazioni acustiche, la via giunge alla corteccia uditiva primaria, ed eventualmente alle contigue aree uditive secondarie.

Da notare che lungo tutte le vie acustiche la disposizione tonotopica viene mantenuta.

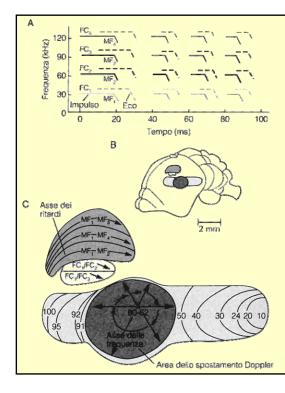


La proiezione più cospicua dal corpo genicolato mediale giunge alla corteccia uditiva primaria (A1 o aree 41 e 42 di Brodmann).

Anche a questo livello l'organizzazione è tonotopica (basse frequanze rostralente, alte caudalmente).

Anche se con sensibilità diversa, ogni corteccia è sensibile alle afferenze di entrambi i lati.

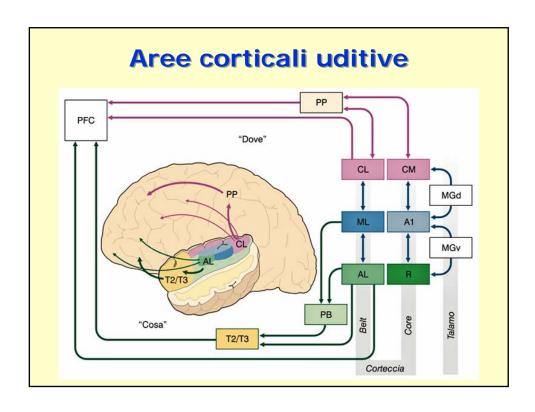
Esistono *colonne di* sommazione e colonne di soppressione.



L'analisi del suono prosegue in aree corticali contigue alla uditiva primaria, ma le conoscenze su questi processi è ancora scarsa.

Piuttosto ben conosciuto è il meccanismo di localizzazione del pipistrello, illustrata a lato.

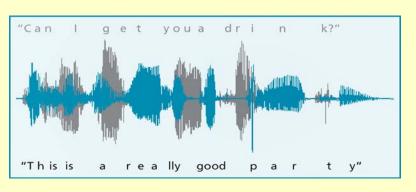
Il modello delle emissioni sonore del pipistrello potrebbe essere una buona base per lo studio del linguaggio umano.

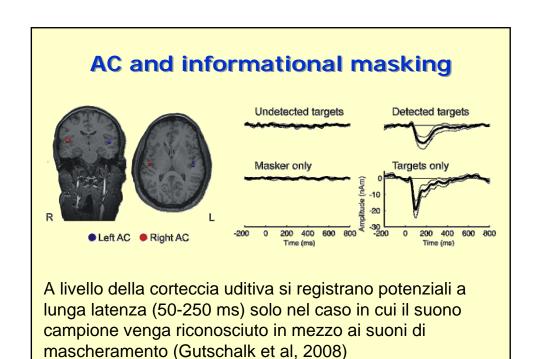


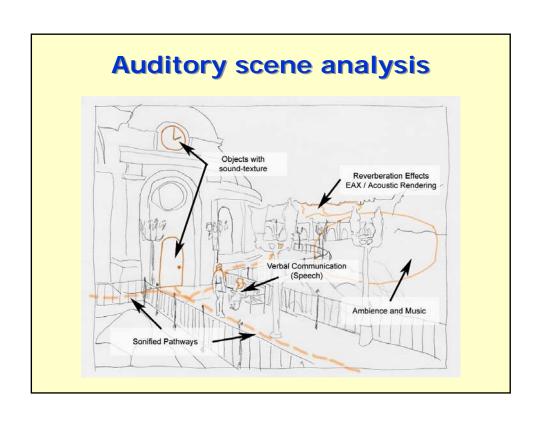
II "cocktail party effect"

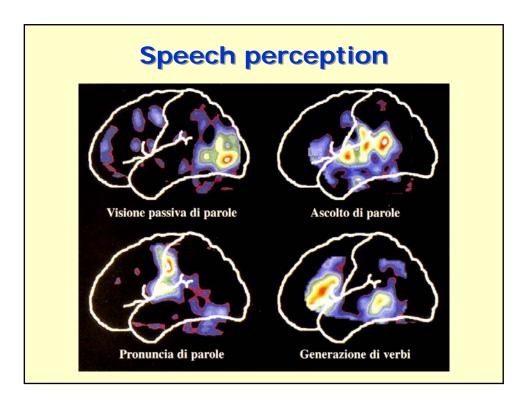
Quando molte persone parlano contemporaneamente, riusciamo a seguire il discorso di una persona, distinguendolo dagli altri.

Allo stesso tempo, tuttavia, siamo capaci, in qualche modo, di seguire "inconsciamente" altri discorsi, tanto è vero che siamo in grado, ad esempio, di renderci conto se qualcuno pronuncia il nostro nome o parla di un argomento che ci interessa.









Speech perception

- Acoustic cues
 - Voice onset time or VOT
 - Fonemi
- Linearity and the segmentation problem
 - Overlapping
- Lack of Invariance
 - Perceptual constancy and normalization
- Categorical perception
- Top-down influences